

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET REGROUPEMENT D'ESPÈCES ARBORESCENTES EN FORÊT GUYANAISE

LILIAN BLANC - OLIVIER FLORÈS - JEAN-FRANÇOIS MOLINO
SYLVIE GOURLET-FLEURY - DANIEL SABATIER

Une des caractéristiques remarquables des forêts tropicales humides (FTH) est leur très grande diversité biologique. Sur la base des données disponibles, qui sont encore trop peu nombreuses et fragmentaires, les plus riches d'entre elles en espèces d'arbres se trouvent dans l'archipel indonésien (Bornéo) et au sein du bassin amazonien. À l'échelle de ces régions (richesse floristique) comme à l'échelle locale (diversité alpha de parcelles de 0,1 à quelques hectares), la richesse spécifique du peuplement arborescent⁽¹⁾ atteint des niveaux remarquables.

Ainsi en forêt amazonienne d'Équateur, 307 espèces d'arbres ont été identifiées pour les 693 individus d'une parcelle de 1 hectare (Valencia *et al.*, 1994). En Guyane, des relevés similaires ont donné des valeurs oscillant entre 140 et plus de 200 espèces par ha. Les forêts tempérées sont considérablement moins riches : seulement 73 espèces indigènes d'arbres sont présentes dans l'ensemble des forêts tempérées de la France.

Cette richesse spécifique élevée des arbres est bien entendu fortement liée à la grande complexité de ces forêts : elle en est à la fois cause et conséquence, par l'intermédiaire des très nombreuses interactions entre le peuplement arborescent et toutes les autres composantes de l'écosystème (flore, faune, microorganismes, champignons, sol et atmosphère). Au-delà de ce constat remarquable, les questionnements sont multiples.

L'un d'eux a trait à l'identification des mécanismes à l'origine de la coexistence au sein d'une même communauté d'un si grand nombre d'espèces ou, inversement, de la plus grande pauvreté des communautés biologiques extra-tropicales. En réalité, un grand nombre de processus et de facteurs semblent être mis en jeu à des échelles de temps et d'espace très diverses. On trouvera dans l'étude de Ter Steege *et al.* (2000) un exemple d'approche à l'échelle de l'Amazonie et des Guyanes faisant référence à de nombreux processus biogéographiques et écologiques.

Nous limiterons dans cet article notre propos aux processus intervenant à l'échelle locale.

D'un point de vue théorique, la dynamique des communautés très riches telles que les forêts tropicales humides (ou les récifs coralliens) reste peu comprise. Le maintien de tels systèmes contredit le principe d'exclusion par la compétition souvent invoqué en écologie des communautés. Ce principe stipule que, dans certaines conditions (aucun avantage démographique pour les espèces rares, environnement constant dans le temps et dans l'espace, temps suffisamment long pour permettre la compétition, etc.), une espèce devient dominante en excluant toutes les autres.

C'est le non-respect de ces conditions, dû à des mécanismes particuliers, qui permettrait à un grand nombre d'espèces de coexister. Les très nombreuses théories avancées pour expliquer

(1) Généralement les arbres dont le diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur — D_{130} — dépasse 10 cm.

l'absence d'exclusion par la compétition peuvent être classées en trois grandes catégories selon l'origine de ces mécanismes et l'hypothèse d'équilibre des communautés.

Dans les deux premières catégories, et de manière exclusive pour la première, les théories invoquent des mécanismes explicatifs de nature déterministe, liés à l'écologie des espèces, et se réfèrent, au moins partiellement, à la notion de niche écologique. L'écosystème étant défini comme un ensemble complexe formé d'êtres vivants et des relations que ceux-ci nouent entre eux et avec le milieu qui les entoure, la niche écologique d'une espèce peut être interprétée comme l'ensemble de ses besoins, de ses performances et de ses interactions avec les autres espèces. Les deux catégories sont distinguées selon qu'elles acceptent ou non l'hypothèse d'équilibre des forêts [théorie de "Janzen-Connell" (Janzen, 1970 ; Connell, 1971) ; théorie de la "diversification des niches" (Connell, 1978) ; théorie de la "perturbation intermédiaire" (Grime, 1973 ; Connell, 1978)].

Pour la troisième catégorie, constituée par l'hypothèse de "limitation par le recrutement" (Hubbell, 2001), les communautés d'espèces et leur dynamique sont principalement placées sous le contrôle de processus stochastiques liés à la dispersion, la mortalité et l'immigration. Aucune espèce ne serait favorisée car son apparition et sa disparition au sein d'une communauté dépendraient principalement d'une dispersion et d'une mortalité aléatoires. La composition floristique ne serait donc pas stable au cours du temps. Cette théorie se place dans une optique différente de celle des deux autres catégories, non déterministe (neutraliste).

L'importance relative des mécanismes sous-jacents à ces deux catégories est très discutée (Brokaw et Busing, 2000 ; Hubbell, 2001). S'il paraît évident que certaines espèces occupent des niches différentes, peut-on néanmoins postuler qu'il existe autant de niches que d'espèces ? La définition précise des niches écologiques se heurte à de grandes difficultés pratiques. De fait, les caractéristiques écologiques des espèces ne sont connues que pour certaines d'entre elles, à certains stades de leur développement (plantule ou arbre), et seulement pour quelques ressources clefs (lumière principalement).

De nombreux travaux se sont concentrés sur la variabilité des besoins et des performances des espèces avec comme objectif d'identifier des groupes d'espèces, jouant le même rôle dans l'écosystème. Quelles que soient les approches utilisées et les variables prises en compte pour le regroupement, ces travaux montrent, d'une part, que la variabilité interspécifique est grande mais, d'autre part, qu'il existe une "redondance écologique" (similitude du comportement écologique) entre certaines espèces. En se focalisant sur leur rôle écologique, les travaux relatifs au regroupement permettent donc de mieux appréhender l'importance de la théorie de la niche.

Cet article présente dans une première partie quelques théories parmi les plus couramment invoquées pour expliquer le maintien à l'échelle locale d'une diversité élevée en forêt tropicale humide. Une deuxième partie est consacrée à une synthèse des travaux sur le regroupement d'espèces arborescentes. Chacune de ces deux parties sera illustrée par des exemples d'études sur les écosystèmes forestiers guyanais.

LES THÉORIES DE LA DIVERSITÉ

Hypothèses reposant sur l'état d'équilibre des forêts

La première catégorie de théories regroupe toutes celles qui partent de *l'a priori* que les écosystèmes hyperdiversifiés comme la forêt tropicale humide sont à l'équilibre, c'est-à-dire qu'ils ont

atteint au cours des âges ce qu'en phytoécologie on appelle un "climax", autrement dit un état de maturité et de stabilité maximales.

• *L'hypothèse d'échappement* [ou hypothèse de mortalité compensatoire (Connell *et al.*, 1984)]

Selon cette théorie, la probabilité d'apparition de nouveaux individus à proximité d'un arbre parent de la même espèce est plus faible qu'à une distance plus élevée. Les prédateurs spécifiques à une espèce seraient attirés par les fortes densités de graines et de plantules à faible distance de l'arbre parent. Cette "mise à distance" des individus empêche la dominance locale d'une espèce, favorisant ainsi la diversité.

La mortalité liée à la densité a été clairement démontrée dans le cas d'attaques contagieuses de pathogènes sur les plantules, de prédation de graines par les insectes et les herbivores. Le plus souvent, la mise à distance est soulignée par la comparaison des distributions spatiales entre plusieurs stades de développement, sans que les causes soient identifiées (en Guyane, Traissac, 2003 pour *Vouacapoua americana* Aubl.). Les synthèses par Clark et Clark (1984) et Hammond et Brown (1998) montrent cependant qu'elle n'est pas systématique.

Ces études ont pour la plupart été menées sur un nombre limité d'espèces et la généralisation de ces mécanismes à l'ensemble d'une communauté d'arbres reste donc à démontrer. Les quelques résultats disponibles s'opposent dans leurs conclusions (Connell *et al.*, 1984 ; Condit *et al.*, 1992). En outre, il n'est pas non plus évident que cette mise à distance favorise la diversité spécifique (Hubbell, 1980 ; Becker *et al.*, 1985 pour des développements théoriques).

• *L'hypothèse de diversification des niches* (Connell, 1978)

Elle repose sur le postulat que chaque espèce occupe une niche écologique différente, au sein de laquelle elle est la meilleure compétitrice pour une ressource donnée. Les communautés seraient donc des assemblages d'espèces déterminés par des règles de coexistence basées sur les niches des espèces et leurs rôles fonctionnels, au sein desquels la compétition et, par voie de conséquence, les risques d'extinction locale seraient limités.

La validation formelle de cette hypothèse passe par l'identification précise de chaque niche et par la démonstration que, pour une espèce donnée, les performances dynamiques des individus sont très dépendantes de l'occupation d'une niche particulière. Ceci semble hors de portée, compte tenu du peu de connaissances actuelles de l'écologie sur la plupart des espèces. Cependant, des validations partielles sont possibles si l'on étudie les différences de comportement le long d'un gradient unique, correspondant à un facteur environnemental bien identifié.

Les cas les plus étudiés en forêts tropicales humides, qui sont par ailleurs les deux principales causes d'hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources abiotiques à l'échelle locale, sont :

- la variabilité édaphique liée à la topographie et au substrat géologique ;
- et la distribution, la taille et la fréquence d'apparition des chablis (les ouvertures créées par la chute d'un ou plusieurs arbres).

La répartition spatiale des espèces montre, pour certaines d'entre elles, une association nette avec des facteurs édaphiques. Ainsi, sur la Piste de St-Elie en Guyane française, Sabatier *et al.* (1997) et Pélissier *et al.* (2002) mettent en évidence un lien, certes relativement ténu, mais statistiquement valide, entre la composition floristique du peuplement arborescent et les propriétés physico-chimiques du sol (drainage notamment). De plus, ils montrent que certaines espèces occupent des niches édaphiques distinctes : par exemple, *Eperua falcata* Aubl. est abondante, d'une part sur les sols hydromorphes des bas-fonds et, d'autre part, sur ceux à drainage vertical bloqué des reliefs, alors qu'*Eschweilera parviflora* (Aubl.) Miers est préférentiellement sur

les sols profonds et bien drainés des hauts de pentes et des crêtes. Collinet (1997) met également en évidence l'occupation de niches édaphiques particulières pour certaines espèces du dispositif de Paracou.

Mais les rares études sur le sujet ne permettent pas de conclure avec certitude pour la plupart des espèces, soit faute d'un échantillonnage suffisant (faible abondance locale), soit parce que de telles relations plante-sol sont rares et que la plupart des espèces n'ont pas de préférence pour un type de sol particulier, c'est-à-dire qu'elles sont ubiquistes⁽²⁾.

Le chablis, ce « *moteur de la sylvigénèse* » selon Oldeman (1990), modifie fortement les conditions lumineuses et édaphiques locales. L'ouverture créée dans la voûte forestière génère un gradient d'intensité de lumière entre le chablis et le sous-bois fermé qui l'entoure, de même qu'à l'intérieur du chablis, entre le centre et sa périphérie. Le long de ce gradient, la gamme des micro-environnements est suffisamment large pour permettre à des espèces aux exigences en lumière très diverses de s'installer avec succès et de se maintenir.

Hypothèses reposant sur l'état de non équilibre des forêts

La seule théorie de la seconde catégorie repose sur l'hypothèse que les écosystèmes hyperdiversifiés comme la forêt tropicale humide ne sont pas à l'équilibre. L'exclusion par la compétition s'exprime bel et bien mais elle n'atteint son terme (la dominance d'une espèce) que dans de rares cas où l'écosystème n'est pas perturbé pendant de très longues périodes. Les forêts étant soumises à des perturbations récurrentes (chutes d'arbres, glissements de terrain, cyclones, incendies, etc.), le climax ne serait jamais atteint. Les cas de monodominance représenteraient donc en réalité le climax de la forêt tropicale humide.

Bien que reposant sur un postulat à l'opposé des théories de l'équilibre, l'hypothèse de "perturbation intermédiaire" fait cependant elle aussi largement référence à la théorie de la niche écologique. Généralement attribuée à Connell (1978), mais en réalité formulée explicitement par Grime (1973), l'hypothèse de perturbation intermédiaire ("Intermediate disturbance hypothesis" - IDH) prédit que le plus haut degré de diversité spécifique est atteint sous les régimes de perturbations d'intensité ou de fréquence moyennes.

La première validation de cette hypothèse a été obtenue en Guyane sur le dispositif de Paracou (Molino et Sabatier, 2001), où les différents types d'exploitation et de traitements sylvicoles effectués en 1986-1988 (cf. article sur les dispositifs Silvolab, dans ce numéro) ont généré une large gamme de perturbations. Sur des placeaux de 20 m x 20 m, la diversité spécifique des arbres de diamètre à 1,30 m de hauteur compris entre 2 et 10 cm a été mesurée en 1995-1997 (8 à 9 ans après la perturbation initiale). La présence d'arbres d'espèces héliophiles⁽³⁾ étant corrélée à l'intensité de perturbation, le pourcentage de tiges héliophiles dans le placeau a été utilisé comme indicateur de perturbation.

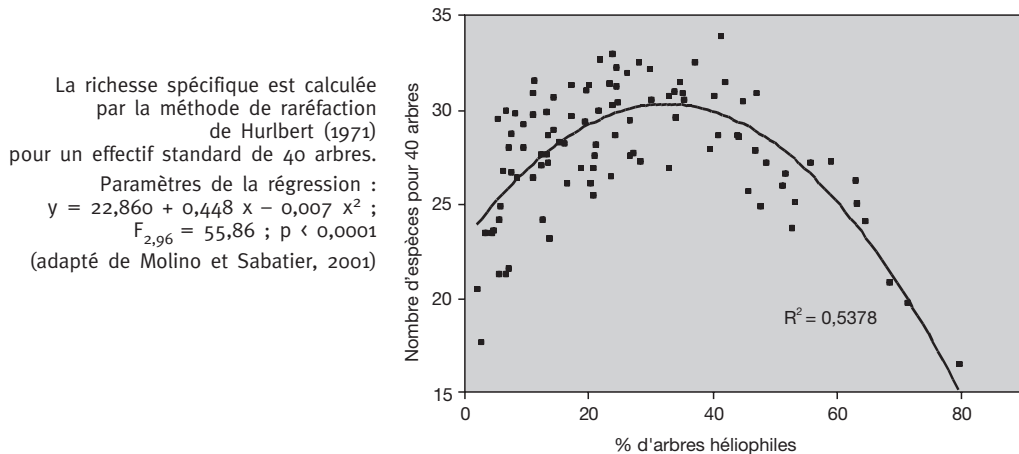
La relation obtenue entre richesse spécifique (standardisée pour un effectif de 40 individus) et niveau de perturbation présente une forme en cloche parfaitement conforme à l'hypothèse de perturbation intermédiaire (figure 1, p. 135). Aux faibles perturbations (forêt non exploitée et sans chablis naturels récents), la diversité spécifique est relativement faible et les héliophiles peu nombreuses, voire absentes. À l'autre extrémité du gradient de perturbation (traitements sylvicoles les plus intenses), les héliophiles dominent largement et la diversité est également faible. Entre ces deux extrêmes, le peuplement est mélangé, et la diversité atteint un maximum.

(2) Cf. article de V. Freycon *et al.* sur les relations sols-végétation, dans ce numéro (p. 60).

(3) On parle aussi d'espèces de lumière. Les espèces héliophiles désignent les espèces réalisant l'ensemble de leur cycle de développement, de la graine à l'arbre adulte reproducteur, à la lumière alors que les espèces sciaphiles le réalisent à l'ombre.

FIGURE 1

**RICHESSSE SPÉCIFIQUE DES ARBRES DE 2 À 10 CM DE DIAMÈTRE
(à 1,30 m de hauteur)
DANS 99 QUADRATS DE 400 M² DU DISPOSITIF DE PARACOU,
en fonction du niveau de perturbation estimé par le pourcentage d'individus héliophiles**



En outre, des analyses plus fines (Arim *et al.*, 2002) ont montré que, au sein même de chacun des deux groupes d'héliophiles et de non-héliophiles, la composition évolue fortement le long du gradient et présente une richesse maximum pour des perturbations intermédiaires. L'effet des perturbations sur la richesse spécifique ne se résume donc pas à une modification des proportions des deux groupes dans le mélange local. Il se traduit aussi par une évolution, le long du gradient, des distributions d'abondance des espèces au sein de chacun des groupes. Autrement dit, les héliophiles présentes (en petit nombre) aux faibles perturbations ne sont pas les mêmes que celles qui dominent le peuplement aux fortes perturbations, et inversement chez les non-héliophiles.

Hypothèses de distribution aléatoire

Pour les théories de la 3^e catégorie, la dynamique des communautés est sous contrôle principal de processus stochastiques liés à la mortalité, au recrutement et à l'immigration (Hubbell, 2001). Le mécanisme principal permettant la coexistence des espèces est la limitation par le recrutement (d'où le nom de "Recruitment limitation hypothesis"), définie par « *l'échec du recrutement d'une espèce dans des conditions favorables à sa croissance et à sa survie* » (Hubbell *et al.*, 1999).

La communauté est, dans ce cas, un assemblage d'espèces déterminé par la dispersion, non par la niche. Cette conception s'inscrit dans le cadre plus large des théories neutralistes en écologie des communautés, dont l'exemple le plus connu est la théorie de la géographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967), dans laquelle les espèces sont considérées comme équivalentes et traitées de façon similaire.

Dans sa théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie, Hubbell suppose la neutralité au niveau individuel (Hubbell, 2001). La communauté considérée est un ensemble d'individus occupant un même niveau trophique. Les individus sont équivalents du point de vue écologique, au sens où les interactions au sein du niveau trophique considéré sont régies indépendamment de l'espèce. Dans ce schéma, la dissémination est fondamentale et constitue la principale limi-

tation spatiale à la colonisation de sites favorables. Elle détermine la quantité de diaspores présentes localement et dont dépend la probabilité de recrutement.

Vers une “réconciliation” ?

Les mécanismes décrits ci-dessus ne sont pas mutuellement exclusifs, mais leur importance respective reste à établir (Brokaw et Busing, 2000 ; Molino et Sabatier, 2001), de même que les facteurs susceptibles de la faire varier.

Un moyen de prendre en compte toutes ces hypothèses simultanément dans un même schéma d'analyse est de décomposer la variance de la diversité spécifique en une série de parts distinctes et que l'on peut donc additionner. Une telle “décomposition additive de la diversité” pourrait permettre de séparer les uns des autres tous les facteurs susceptibles d'influencer la diversité locale d'un peuplement : les différents facteurs environnementaux (climat, topographie, sol, lumière, etc.), l'histoire récente (perturbations) ou plus ancienne (évolution), le hasard (limitation du recrutement), mais aussi le mode d'échantillonnage (taille et dispersion des parcelles, Pélissier *et al.*, 2002).

Couteron *et al.* (2003) en donnent une illustration partielle en analysant les résultats de l'inventaire forestier de Counami (22 000 arbres de $D_{130} \geq 10$ cm dans 411 parcelles de 0,3 ha réparties systématiquement sur les 12 000 ha du massif). Ils décomposent les variations de la composition floristique (limitée à une soixantaine d'espèces bien identifiées) du peuplement arborescent en plusieurs parts non redondantes, chacune expliquée par un facteur différent. Les deux principaux facteurs sont la topographie et la structure du peuplement (distribution des diamètres). Une fois éliminés ces deux effets, ainsi que celui des autres variables mesurées, il reste une part “inexpliquée” mais parfaitement quantifiée.

Dès lors que les données de base seraient disponibles pour d'autres variables environnementales, cette part pourrait à son tour être décomposée. En dernier lieu, l'effet de l'échantillonnage pourrait être lui aussi isolé par comparaison avec un autre inventaire du même dispositif reposant sur des tailles et une distribution différente des parcelles. Finalement, le résidu se limiterait aux effets du hasard (limitation du recrutement).

Un lien est sans doute envisageable entre ces théories, grâce à la notion de redondance écologique (Walker, 1992). Cette dernière peut être envisagée au niveau spécifique : des espèces présentant des réponses similaires à un ensemble de conditions environnementales font partie d'un même groupe de plantes. Dans un modèle général de communauté, on peut faire l'hypothèse que la différenciation de niche est essentielle à un niveau supra-spécifique et permet la coexistence de groupes d'espèces.

Au sein de ces groupes, la neutralité s'exercerait. La pérennité d'un groupe serait assurée par la survie des individus de ce groupe quelle que soit l'espèce à laquelle ils appartiennent. Si l'identification de groupes d'espèces distincts relève de la théorie de la niche, l'appartenance de plusieurs espèces à un groupe repose sur la redondance des espèces. À travers l'utilisation de groupes d'espèces, niche et redondance écologiques apparaissent comme des concepts très liés, chacun s'exerçant à un niveau différent.

Comme déjà mentionné, le concept de niche comme celui de la redondance ne peuvent être vérifiés que pour quelques facteurs environnementaux. Ce sont des concepts très complexes à définir en pratique. En conséquence, leur validation et l'identification de leur niveau d'intervention sont difficiles à mettre en œuvre.

Les résultats de Molino et Sabatier (2001) montrent cependant que les abondances relatives d'espèces, classées à partir du seul facteur lumière (la niche est donc ici très simplifiée), diffèrent selon le degré d'ouverture du couvert. Un résultat contradictoire est présenté par Hubbell *et al.* (1999) sur l'île de Barro Colorado (Panama). Aucune variation dans l'abondance relative des groupes d'espèces n'est décelée entre le sous-bois et les trouées. Ce résultat, par ailleurs contesté au plan méthodologique (Sheil et Burslem, 2003), pourrait être expliqué par une structure de communauté différente. La forêt de l'île de Barro Colorado serait une (vieille) forêt secondaire dont la composition floristique serait encore dominée par des espèces à tendance héliophile.

LE REGROUPEMENT DES ESPÈCES

L'identification de différents groupes d'espèces peut être vue comme une approche simplifiée des niches écologiques. Au niveau de la communauté, elle constitue une étape indispensable pour démontrer que les espèces s'organisent le long d'un gradient de ressources en fonction de leur utilisation préférentielle des ressources et de leurs performances. Ces variations le long de gradients étant certainement continues, la difficulté majeure de tout exercice de regroupement consiste à définir les limites des groupes.

Outre l'intérêt pour les théories de la diversité spécifique, le regroupement d'espèces répond à des objectifs plus généraux visant à mieux décrire les structures forestières et mieux comprendre et généraliser leur fonctionnement. Il trouve des applications concrètes dans la modélisation.

Il n'existe pas de classification universelle. Le regroupement obtenu va dépendre de l'objectif initial, de l'échelle d'étude et de la variable environnementale prise en compte, voire de la fonction de l'écosystème (on parle alors de "groupes fonctionnels", voir plus bas).

Deux grandes approches pour le regroupement d'espèces peuvent être distinguées. La plus ancienne repose surtout sur une connaissance empirique des espèces d'arbres, ce qui a permis de distinguer des groupes d'espèces aux comportements extrêmes dans la dynamique forestière. C'est une tentative de formalisation des connaissances empiriques acquises par les forestiers et écologues. L'autre approche, visant à identifier un plus grand nombre de groupes, repose sur une analyse quantifiée de données avec un choix *a priori* de variables à mesurer pour regrouper les espèces.

Ces deux approches vont être présentées ci-dessous et illustrées par des exemples d'études qui se sont déroulées en Guyane française.

Reconnaissance de quelques groupes d'espèces aux comportements extrêmes

En forêt tropicale humide, deux groupes (parfois trois) sont classiquement reconnus depuis Aubréville (1938) et Van Steenis (1956) selon la place et le rôle des espèces dans les différentes phases de la dynamique forestière [phases d'ouverture, de maturation et de fermeture définies par Swaine et Whitmore (1988)].

Les espèces pionnières sont présentes dans les ouvertures (de taille suffisante) du couvert forestier d'origine naturelle ou anthropique. Ce sont les premières espèces à coloniser les zones perturbées. Elles peuvent être facilement reconnues dans les forêts tropicales d'Amérique (genre *Cecropia* Loefl.) comme dans les forêts d'Asie (genre *Macaranga* Thouars), notamment celles dont les semences se conservent dans la banque de graines du sol (Prévost, 1983).

Un ensemble de traits biologiques relatifs à la biologie de la reproduction, à l'installation et à la croissance de juvéniles et d'arbres, à la physiologie et à la morphologie de différents stades de développement sont associés aux espèces pionnières (Bazzaz et Pickett, 1980 ; Turner, 2001). Ces dernières ont une durée de vie limitée (quelques décennies), une fructification précoce, continue et abondante. Les graines peuvent garder leur pouvoir germinatif pendant plusieurs mois, voire plusieurs années et constituent une réserve abondante dans le sol. Tout le cycle de développement d'un individu (de la graine à l'arbre mature) se déroule en pleine lumière. Les arbres sont caractérisés par une croissance très rapide. À Paracou, la plus forte croissance diamétrique (80,0 mm/an) est enregistrée pour *Cecropia obtusa* Trécul (Gourlet-Fleury et Houllier, 2000). Une valeur similaire (73,4 mm/an) est atteinte par *Ochroma pyramidale* (Cav.) Urb. (balsa) sur le dispositif permanent de l'île de Barro Colorado (Panama ; Condit *et al.*, 1993).

Les espèces non-pionnières (appelées aussi "climaciques") se définissent par opposition aux espèces précédentes. Elles se retrouvent dans toutes les strates de hauteur (des espèces de sous-bois aux espèces émergentes). Une caractéristique générale est la tolérance à l'absence de lumière par les plantules et les jeunes arbres.

Un troisième groupe d'espèces est parfois distingué. Ce groupe intermédiaire est défini pour désigner les espèces nomades à vie longue (Van Steenis, 1956), les secondaires tardives (Budowski, 1965) ou encore les géantes anémochores. Ces espèces présentent avec les pionnières des caractéristiques communes mais ont une durée de vie plus longue, une croissance moins rapide et atteignent une plus grande taille.

L'utilisation de ces groupes a facilité l'échange entre scientifiques et forestiers comme cela a été souligné par Swaine et Whitmore (1988). La classification peut également reposer sur le tempérament de l'espèce, défini par Oldeman et Van Dijk (1991) comme « *l'ensemble des réactions de croissance et de développement présentées par un arbre dans son environnement durant son cycle de vie* ».

Pour la plupart des auteurs, le tempérament est utilisé dans un sens restrictif et se limite aux besoins de lumière de l'espèce. Les auteurs précédemment cités définissent 6 groupes d'espèces selon le besoin de lumière et le stade de développement de l'individu (jeune, immature et mature). On reconnaît sans trop de difficultés les tempéraments extrêmes, les héliophiles et les sciaphiles. On peut également parler de différents "niveaux de tolérance" à l'ombrage (intolérantes, tolérantes). Un groupe intermédiaire entre les deux extrêmes apparaît également (hémintolérantes), caractérisant les espèces capables de débiter leur cycle de vie en sous-bois mais dont la survie va être très dépendante d'une ouverture.

C'est surtout pendant les stades jeunes, et au cours des phases les plus précoces de "cicatrisation" du chablis que le tempérament peut être étudié et mis en évidence *in situ*.

Le nombre de tempéraments réellement identifiés se limite à trois types. En outre, on ne peut pas attribuer avec certitude un tempérament particulier à la plupart des espèces. Là encore, sans qu'il soit possible d'affirmer que c'est par manque d'informations ou bien parce que ces espèces sont généralistes, c'est-à-dire capables de se développer dans une large gamme d'environnements lumineux. Cependant, le caractère héliophile est plus facile à identifier et surtout à quantifier que le caractère sciaphile. Molino et Sabatier (2001) ont ainsi pu, en compilant les études antérieures, identifier un groupe d'espèces héliophiles suffisamment représentatif pour que la proportion de tiges appartenant à ces espèces reflète le degré d'héliophilie des peuplements qu'ils ont étudiés. La même démarche n'aurait pu être menée, en l'état actuel des connaissances, pour la sciaphilie.

En pratique, l'identification et la reconnaissance des tempéraments n'ont été faites qu'après de nombreuses observations des environnements lumineux occupés par les espèces. Or la lumière étant associée aux phases de la dynamique forestière, le parallèle est souvent fait entre espèces de lumière et espèces pionnières de même qu'entre espèces de sous-bois et sciaphiles.

En Guyane, la plupart des espèces sont classées selon leur caractère pionnier/non-pionnier et selon leur degré d'héliophilie. Ainsi, Riéra *et al.* (1990) distinguent les espèces pionnières, les cicatricielles (pionnières à vie longue et héliophiles) et les dryades (sciaphiles à vie longue).

Reconnaissance de groupes d'espèces à partir d'analyses de données

On sait reconnaître "intuitivement" des espèces jouant des rôles différents dans la dynamique. Peut-on baser cette reconnaissance sur des caractères propres aux espèces, mesurables afin de valider l'existence de groupes ? Comment le rôle dans la dynamique forestière peut-il être traduit et mesuré par une ou plusieurs caractéristiques de l'espèce (traits démographiques, morphologiques, physiologiques, etc.) ? Et notamment quels traits traduisent des exigences lumineuses ? Enfin, est-il possible de mettre en évidence un plus grand nombre de groupes que ceux définis précédemment et qui ne représentent qu'une partie de la diversité des comportements des espèces ? Cette approche repose sur l'analyse quantitative de variables.

• Les variables dynamiques

Ces variables, appelées également traits démographiques, sont relatives au recrutement, à la croissance et à la mortalité des arbres ; elles ont été utilisées afin de regrouper les espèces jouant le même rôle dans la dynamique, c'est-à-dire présentant les mêmes comportements lors des processus de mortalité, de croissance et de recrutement.

Un regroupement est établi pour être utilisé dans des modèles de dynamique forestière. Deux stratégies sont communément employées. Certains auteurs groupent les espèces pour chacun des processus dynamiques (par exemple pour la croissance chez Vanclay, 1991 ; Gourlet-Fleury et Houllier, 2000). Deux espèces peuvent appartenir au même groupe de croissance mais à des groupes distincts pour la mortalité. L'intérêt pour la modélisation est de constituer des groupes présentant le maximum d'homogénéité (en réduisant la variance intra-groupes) mais les groupes obtenus n'ont pas toujours de signification écologique. L'autre approche consiste à rechercher un seul regroupement d'espèces élaboré à partir des données de tous les processus dynamiques. Plus hétérogènes, ces groupes peuvent cependant être interprétés d'un point de vue écologique (Favrichon, 1994).

Quelle que soit la stratégie, le regroupement des espèces repose sur l'analyse de données issues de dispositifs de recherche couvrant de larges surfaces et suivis sur plusieurs années, permettant ainsi le calcul des paramètres dynamiques. Lorsque les groupes sont établis, les auteurs recherchent des relations entre ces groupes et des variables plus faciles à mesurer.

Les structures diamétriques, par exemple, résultent du comportement dynamique de l'espèce et peuvent être interprétées comme une expression du tempérament de l'espèce (Rollet, 1974) et de l'équilibre d'une population. La forme de la distribution renseigne sur la sensibilité de l'espèce à la lumière. Selon Rollet (1974), une structure de type exponentielle décroissante caractérise les espèces tolérantes alors qu'une structure en cloche caractérise les essences héliophiles (non-tolérantes). Ces structures doivent être cependant interprétées avec précaution car elles peuvent être le reflet d'un fonctionnement local de l'espèce sous l'influence de caractéristiques édaphiques particulières.

• *Les variables morphologiques*

Les variables morphologiques, par exemple la densité du bois, sont également utilisées comme indicatrices du comportement de croissance (Favrichon, 1994 ; Köhler *et al.*, 2000), alors que la hauteur maximum est considérée comme un indicateur de la durée de vie (Budowski, 1965 ; Swaine et Whitmore, 1988).

Trois travaux guyanais illustrent les points mentionnés plus haut. Ils ont regroupé les espèces en fonction de paramètres de structure et dynamiques (Collinet, 1997 ; Favrichon, 1994 ; Gourlet-Fleury, 1997 ou Gourlet-Fleury et Houllier, 2000). L'objectif de ces regroupements était de décrire un peuplement forestier par sa structure (Collinet, 1997) ou de prédire l'évolution de la ressource ligneuse par la modélisation (Favrichon, 1994 ; Collinet, 1997 ; Gourlet-Fleury, 1997). Ils se sont fondés sur une "mesure" du tempérament des espèces, couplée à d'autres variables. Ces études ont été réalisées pour les espèces les plus abondantes sur le site de Paracou. Elles diffèrent cependant par le choix des données utilisées.

TABLEAU I **Caractéristiques écologiques des groupes d'espèces d'arbres obtenus lors des travaux réalisés en Guyane française (dispositif de Paracou)**

Auteurs	Variables utilisées pour le regroupement		Groupes obtenus	
	Structure	Dynamique		
Collinet (1997)	<ul style="list-style-type: none"> – Point de libération – Hauteur moyenne – Diamètre moyen 		A : espèces de sous-bois (≤ 25 m) peu exigeantes en lumière B : espèces de taille moyenne (≤ 35 m) peu exigeantes en lumière C : espèces de grande taille (≤ 40 m) aux exigences en lumière nuancées D : espèces de grande taille (≤ 45 m) aux exigences en lumière nuancées E : espèces émergentes (≥ 45 m)	
Gourlet-Fleury (1997) Gourlet-Fleury et Houllier (2000)	<ul style="list-style-type: none"> – Indices de compétition – Taille (diamètre) 	<ul style="list-style-type: none"> – Croissance (résidu du modèle de croissance) 	Taille diamétrique potentielle 1 : petite 2 : moyenne à grande 3 : grande 4 : moyenne à grande 5 : petite	Sensibilité à la compétition aucune aucune forte forte forte
Favrichon (1994)	<ul style="list-style-type: none"> – Effectifs par classes de diamètre – Dimension potentielle (hauteur et diamètre) 	<ul style="list-style-type: none"> – Croissance – Taux de mortalité et de recrutement 	1 : taxons tolérants de strate inférieure et moyenne 2 : taxons tolérants de la voûte 3 : taxons semi-tolérants émergents 4 : taxons héliophiles de la voûte 5 : taxons héliophiles de strate inférieure	

Collinet (1997) a groupé les espèces en fonction de la place qu'elles occupent dans la structure verticale de la forêt. La relation hauteur-diamètre définit le point de libération qui représente une hauteur moyenne au-delà de laquelle les arbres se libèrent de la concurrence pour la lumière et entrent dans une phase de libre développement. La croissance en diamètre est alors favorisée

par rapport à la croissance en hauteur. Pour des espèces présentant des tailles potentielles proches, celles qui se libèrent à une faible hauteur seront considérées comme peu exigeantes en lumière. Ce paramètre est indicateur du tempérament de l'espèce.

Pour Gourlet-Fleury (1997), le tempérament est caractérisé par la dépendance entre l'accroissement en diamètre et différents indices de compétition, symétriques (traduisant une sensibilité à la compétition pour l'espace, la lumière, l'eau et les éléments minéraux) et asymétriques (traduisant une sensibilité à la compétition pour la lumière). Ces indices, combinés à une variable de taille, sont utilisés pour définir des groupes dans lesquels le comportement en croissance est homogène, c'est-à-dire qu'il est possible, au sein de ces groupes, de calibrer des modèles de croissance sur les résidus desquels ne subsiste plus aucun effet espèce (Gourlet-Fleury et Houllier, 2000).

Favrichon (1994) utilise 17 variables décrivant la structure diamétrique et la dynamique des espèces. L'analyse par des méthodes de classification (analyse en composantes principales puis classification non hiérarchique) aboutit à cinq groupes d'espèces qui se distinguent principalement par leur hauteur potentielle et le caractère héliophile des espèces (dédit des taux de recrutement et de croissance des petites tiges).

Parmi l'ensemble des variables retenues, certaines ont une importance plus grande dans la constitution des groupes. Pour les trois classifications, la taille (en diamètre ou en hauteur) et le tempérament sont les deux critères déterminants. Cependant, la comparaison des trois classifications met en évidence la faible correspondance entre elles, excepté pour les groupes des extrêmes :

- le groupe 5 de Favrichon correspond au groupe 5.3 de Gourlet-Fleury. Ce sont les espèces pionnières à croissance rapide ;
- le groupe A de Collinet correspond au groupe 1 de Gourlet-Fleury et au groupe 1 de Favrichon. On trouve dans ces groupes les espèces sciaphiles de sous-bois.

Cet exemple montre, comme le soulignent les auteurs, que les classifications restent très dépendantes de l'objectif de regroupement et donc du choix des variables sélectionnées. La comparaison illustre des approches différentes et complémentaires pour appréhender le tempérament des espèces.

• Les variables écophysologiques

Enfin, d'autres variables comme les variables écophysologiques, et notamment toutes celles centrées sur les capacités photosynthétiques des espèces, ont été beaucoup utilisées pour démontrer les différences de tempérament vis-à-vis de la lumière et justifier le regroupement d'espèces.

En Guyane, Roggy (1998) distingue les espèces selon le mode d'acquisition de l'azote (Roggy, 1998). Un groupe d'espèces utilise l'azote atmosphérique alors que les deux autres utilisent l'azote du sol sous la forme nitrate ou ammonium. Ces trois contributions au cycle de l'azote sont clairement démontrées et les groupes peuvent donc être considérés comme fonctionnels au sens de Lavorel *et al.* (1997), c'est-à-dire que chacun d'entre eux remplit une fonction au sein de l'écosystème.

Ces traits fonctionnels mis en évidence par l'approche isotopique ($\Delta^{15}\text{N}^{(4)}$) présentent également des correspondances avec ceux mis en évidence sur la base des caractéristiques de dynamique

(4) Le delta mesure la ségrégation de l'isotope lourd.

de croissance et d'héliophilie des espèces. Le nitrate est utilisé préférentiellement par les espèces pionnières alors que l'ammonium est utilisé par les non-pionnières.

Les travaux de Bonal *et al.* (2000) se sont concentrés sur la variabilité interspécifique de la discrimination isotopique du carbone (noté $\Delta^{13}\text{C}$) des feuilles de lumière de 102 espèces d'arbres dans un peuplement d'un hectare. Ce trait fonctionnel est un indicateur de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque⁽⁵⁾. Des différences ont été mises en évidence entre les valeurs moyennes de groupes d'espèces établis en fonction de leur tolérance à l'ombre, selon un classement établi à partir de diverses sources bibliographiques (notamment Favrichon, 1994). Les valeurs de $\Delta^{13}\text{C}$ les plus élevées sont enregistrées pour les espèces tolérantes à l'ombre confirmant les premiers résultats de Guehl *et al.* (1998) et les plus faibles pour les héliophilos. Les espèces héliophiles présentent des valeurs intermédiaires, proches des espèces tolérantes. Les séquences établies à partir des deux gradients (valeurs de $\Delta^{13}\text{C}$ et tolérance à l'ombre) ne sont donc pas identiques. Les différences de valeur de $\Delta^{13}\text{C}$ entre espèces et groupes d'espèces semblent liées au fonctionnement stomatique de la feuille (Bonal et Guehl, 2001) mais l'interprétation écologique de ces différences n'est pas encore établie.

CONCLUSIONS

De nombreux mécanismes ont été proposés pour expliquer le maintien de la diversité spécifique. Palmer (1994) en recense plus de 120. Ces mécanismes ne sont pour la plupart pas exclusifs et peuvent avoir des fondements communs comme pour les hypothèses de la niche et de la perturbation intermédiaire. L'enjeu actuel est de déterminer l'importance relative de quelques-uns de ces mécanismes. Souvent séduisantes, ces hypothèses restent en pratique très difficiles à valider à partir de données de terrain. Ces dernières ne concernent souvent que quelques espèces, quelques stades de développement, et sont collectées sur une courte période de temps. Il est ainsi délicat de généraliser à l'échelle de la communauté les mécanismes mis en évidence.

Les hypothèses s'appuyant sur l'écologie de l'espèce à travers l'occupation d'une niche et celles insistant sur les processus stochastiques ont reçu ces dernières années beaucoup d'attention (Brokaw et Busing, 2000). Les nombreux exemples de regroupements d'espèces effectués sur la base de l'étude du comportement écologique de celles-ci montrent qu'il existe à la fois une forte variabilité des comportements et une certaine redondance écologique vis-à-vis de certains facteurs environnementaux. À partir de ce constat, il est vraisemblable que la distribution des espèces au sein d'une communauté dépend à la fois de facteurs liés à la niche et de facteurs aléatoires.

Les travaux en cours en Guyane portent sur quelques populations d'espèces cibles choisies en fonction de leurs différences de comportements écologiques. Ces travaux visent à identifier les traits propres aux espèces ainsi que les mécanismes expliquant la répartition spatiale des individus et l'évolution d'une population puis à évaluer l'importance de phénomènes stochastiques dans la structuration de ces populations.

Connaître le rôle respectif des mécanismes à l'origine de la diversité spécifique est une étape importante pour la gestion et la conservation des communautés d'arbres au sein de ces écosystèmes. Pour le cas des espèces rares par exemple, il est essentiel de savoir si leur maintien est lié à des phénomènes stochastiques ou au contraire à des mécanismes compensatoires favorisant leurs performances au détriment d'espèces dominantes (Connell *et al.*, 1984). De même, la

(5) WUE_{int} (Intrinsic Water Use efficiency) est le rapport entre l'assimilation nette de CO_2 et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau.

mise en évidence d'un impact des perturbations sur la diversité spécifique peut conduire à l'élaboration de nouvelles règles d'exploitation se concentrant sur la maîtrise de la taille des trouées d'exploitation ou sur la fréquence des rotations par exemple.

Lilian BLANC
UMR Écologie des Forêts de Guyane
CIRAD-Forêt
BP 701
F-97387 KOUROU CEDEX
(lilian.blanc@cirad.fr)

Olivier FLORÈS – Sylvie GOURLET-FLEURY
UMR Botanique et Bioinformatique
de l'Architecture des Plantes (AMAP)
CIRAD-CNRS – EPHE-INRA – IRD –
UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
TA10/D, Campus International de Baillarguet
F-34398 MONTPELLIER CEDEX 5
(sylvie.gourlet-fleury@cirad.fr)
(flores@cirad.fr)

Jean-François MOLINO
UMR Botanique et Bioinformatique
de l'Architecture des Plantes (AMAP)
CIRAD-CNRS – EPHE-INRA – IRD –
UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
TA40/PS2, Boulevard de la Lironde
F-34398 MONTPELLIER CEDEX 5
(molino@mpl.ird.fr)

Daniel SABATIER
UMR Botanique et Bioinformatique
de l'Architecture des Plantes (AMAP)
CIRAD-CNRS – EPHE-INRA – IRD –
UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
Route de Montabo
BP 165
F-97323 CAYENNE CEDEX
(Sabatier@cayenne.ird.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE (A.). — La Forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. — *Annales des Sciences coloniales*, 1938, pp. 1-9.
- ARIM (M.), BARBOSA (O.), MOLINO (J.-F.), SABATIER (D.). — Humped pattern of diversity : fact or artifact ? — *Science*, vol. 297, n° 5588, 2002, p. 1763.
- BAZZAZ (F.), PICKETT (S.). — Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 11, 1980, pp. 287-310.
- BECKER (P.L.), LEE (W.), ROTHMAN (E.D.), HAMILTON (W.D.). — Seed predation and the coexistence of tree species : Hubbell's models revisited. — *Oikos*, vol. 44, 1985, pp. 382-390.
- BONAL (D.), GUEHL (J.-M.). — Contrasting patterns of leaf water potential and gas exchange responses to drought in seedlings of tropical rainforest species. — *Functional Ecology*, vol. 15, 2001, pp. 490-496.
- BONAL (D.), SABATIER (D.), MONTPIED (P.), TREMEAUX (D.), GUEHL (J.-M.). — Interspecific variability of delta C-13 among trees in rainforests of French Guiana : functional groups and canopy integration. — *Oecologia*, vol. 124, n° 3, 2000, pp. 454-468.
- BROKAW (N.), BUSING (R.T.). — Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. — *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 15, n° 5, 2000, pp. 183-188.

- BUDOWSKI (G.). — Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. — *Turrialba*, vol. 15, 1965, pp. 40-42.
- CLARK (D.A.), CLARK (D.B.). — Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : evaluation of the Janzen-Connell model. — *The American Naturalist*, vol. 124, n° 6, 1984, pp. 769-788.
- COLLINET (F.). — Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (forêt de Paracou - Guyane). — Université Lyon 1 - Claude Bernard, 1997 (Thèse).
- CONDIT (R.), HUBBELL (S.P.), FOSTER (R.B.). — Short-term dynamics of a neotropical forest : change within limits. — *BioScience*, vol. 42, n° 11, 1992, pp. 822-828.
- CONDIT (R.), HUBBELL (S.P.), FOSTER (R.B.). — Identifying fast-growing native trees from the neotropics using data from a large permanent census plot. — *Forest Ecology and Management*, vol. 62, n° 1-4, 1993, pp. 123-143.
- CONNELL (J.H.). — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests. pp. 298-310. In : Dynamics of populations / P.J. den Boer, G.R. Gradwell Eds. — Wageningen : Centre for agriculture publishing and documentation, 1971.
- CONNELL (J.H.). — Diversity in tropical rain forests and coral reefs. — *Science*, vol. 199, 1978, pp. 1302-1310.
- CONNELL (J.H.), TRACEY (J.), WEBB (L.). — Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. — *Ecological Monographs*, vol. 54, n° 2, 1984, pp. 141-164.
- COUTERON (P.), PELISSIER (R.), MAPAGA (D.), MOLINO (J.-F.) TEILLIER (L.). — Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. — *Forest Ecology and Management*, vol. 172, n° 1, 2003, pp. 89-108.
- FAVRICHON (V.). — Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. — *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)*, vol. 49, 1994, pp. 379-403.
- GOURLET-FLEURY (S.). — Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française). — Université Lyon 1 - Claude Bernard, 1997 (Thèse).
- GOURLET-FLEURY (S.), HOULLIER (F.). — Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. — *Forest Ecology and Management*, vol. 131, n° 1-3, 2000, pp. 269-289.
- GRIME (J.P.). — Competitive exclusion in herbaceous vegetation. — *Nature*, vol. 242, 1973, pp. 344-347.
- GUEHL (J.-M.), DOMENACH (A.-M.), BERAU (M.), BARIGAH (T.S.), CASABIANCA (H.), FERHI (A.), GARBAYE (J.). — Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana : a dual isotope approach (delta N-15 and delta C-13). — *Oecologia*, vol. 116, n° 3, 1998, pp. 316-330.
- HAMMOND (D.S.), BROWN (V.K.). — Disturbance, phenology and life-history characteristics : factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. pp 51-78. In : Dynamics of tropical communities / N.D. Brown Ed. . — Oxford : Blackwell, 1998.
- HUBBELL (S.P.). — Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. — *Oikos*, vol. 35, 1980, pp. 214-229.
- HUBBELL (S.P.). — The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. — Princeton : Princeton University Press, 2001. — 375 p.
- HUBBELL (S.P.), FOSTER (R.B.), OBRIEN (S.T.), HARMS (K.E.), CONDIT (R.), WECHSLER (B.), WRIGHT (S.J.), DE LAO (S.L.). — Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. — *Science*, vol. 283, n° 5401, 1999, pp. 554-557.
- HURLBERT (S.H.). — The non-concept of species diversity : a critique and alternative parameters. — *Ecology*, vol. 52, n° 4, 1971, pp. 577-586.
- JANZEN (D.H.). — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. — *The American Naturalist*, vol. 940, 1970, pp. 501-528.
- KÖHLER (P.), DITZER (T.) HUTH (A.). — Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. — *Journal of Tropical Ecology*, vol. 16, 2000, pp. 591-602.
- LAVOREL (S.), MCINTYRE (S.), LANDSBERG (J.), FORBES (T.D.A.). — Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. — *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 12, n° 12, 1997, pp. 474-478.
- MAC ARTHUR (R.H.), WILSON (O.). — An equilibrium theory of insular zoogeography. — *Evolution*, vol. 17, 1967, pp. 373-387.

- MOLINO (J.-F.), SABATIER (D.). — Tree diversity in tropical rain forests : A validation of the intermediate disturbance hypothesis. — *Science*, vol. 294, n° 5547, 2001, pp. 1702-1704.
- OLDEMAN (R.A.A.). — Forests : elements of silvology. — Berlin : Springer-Verlag, 1990. — 624 p.
- OLDEMAN (R.A.A.), VAN DIJK (J.). — Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. pp. 21-65. In : Rain Forest regeneration and management / A. Gomez-Pompa, T.C. Withmore, M. Hadley Eds. — *Man and Biosphere Series*, série 1, 1991.
- PALMER (M.W.). — Variation in species richness – towards a unification of hypotheses. — *Folia geobotanica & Phytotaxomania*, vol. 29, n° 4, 1994, pp. 511-530.
- PÉLISSIER (R.), DRAY (S.), SABATIER (D.). — Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints : an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. — *Plant Ecology*, vol. 162, n° 2, 2002, pp. 143-156.
- PRÉVOST (M.-F.). — Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. — *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)*, vol. 38, n° 2, 1983, pp. 82-92.
- RIÉRA (B.), PUIG (H.), LESCURE (J.-P.). — La Dynamique de la forêt naturelle. — *Bois et Forêts des Tropiques*, vol. 219, 1990, pp. 69-78.
- ROGGY (J.-C.). — Contribution des symbioses fixatrices d'azote à la stabilité de l'écosystème forestier tropical humide. — Université Lyon 1 - Claude Bernard, 1998 (Thèse).
- ROLLET (B.). — L'Architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. — Nogent-sur-Marne : Centre technique forestier tropical, 1974. — 298 p.
- SABATIER (D.), GRIMALDI (M.), PRÉVOST (M.-F.), GUILLAUME (J.), GODRON (M.), DOSSO (M.), CURMI (P.). — The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. — *Plant Ecology*, vol. 131, n° 1, 1997, pp. 81-108.
- SHEIL (D.), BURSLEM (D.F.R.P.). — Disturbing hypotheses in tropical forests. — *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 18, n° 1, 2003, pp. 18-26.
- SWAINE (M.D.), WHITMORE (T.C.). — On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. — *Vegetatio*, vol. 75, 1988, pp. 81-86.
- TER STEEGE (H.), SABATIER (D.), CASTELLANOS (H.), VAN ANDEL (T.), DUIVENDOORDEN (J.), DE OLIVEIRA (A.A.), EK (R.C.), LILWAH (R.), MAAS (P.), MORI (S.). — An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana shield. — *Journal of Tropical Ecology*, vol. 16, 2000, pp. 801-828.
- TRAISSAC (S.). — Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée. — Université Lyon 1 - Claude Bernard, 1998 (Thèse).
- TURNER (I.M.). — The ecology of trees in the tropical rain forest. — Cambridge : Cambridge University Press, 2001. — 298 p.
- VALENCIA (R.H.), BALSLEV (H.), MINO (G.P.Y.). — High tree alpha-diversity in amazonian Ecuador. — *Biodiversity and Conservation*, vol. 3, n° 1, 1994, pp. 21-28.
- VAN STEENIS (C.G.J.). — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types - the biological nomad theory. pp. 212-215. In : Symposium on humid tropics vegetation / UNESCO Ed. . — Paris : UNESCO, 1956.
- VANCLAY (J.K.). — Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rain-forests. — *Forest Ecology and Management*, vol. 42, n° 3-4, 1991, pp. 143-168.
- WALKER (B.H.). — Biodiversity and ecological redundancy. — *Conservation Biology*, vol. 6, n° 1, 1992, pp. 18-23.

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET REGROUPEMENT D'ESPÈCES ARBORESCENTES EN FORÊT GUYANAISE (Résumé)

La forte diversité d'espèces arborescentes observées en forêts tropicales représente à la fois une source permanente de questionnements scientifiques et une contrainte forte pour améliorer les connaissances du fonctionnement de l'écosystème forestier. Les hypothèses avancées pour expliquer le maintien de cette diversité sont légion. Elles s'opposent sur la nature déterministe ou stochastique des mécanismes maintenant cette forte diversité. En pratique et pour mieux aborder les problèmes posés, cette diversité peut être simplifiée en regroupant les espèces présentant des similitudes dans leur comportement écologique.

L'article présente quelques-unes des théories du maintien de la diversité et une synthèse des approches utilisées pour regrouper les espèces en illustrant chacun de ces thèmes par des travaux réalisés en Guyane.

DIVERSITY AND GROUPINGS OF ARBORESCENT SPECIES IN THE FORESTS OF FRENCH GUIANA (Abstract)

The high degree of diversity among arborescent species in tropical forests is both an ongoing source of scientific query and a major challenge in terms of gaining further knowledge on the working of the forest ecosystem. There are all sorts of hypotheses concerning maintenance of this diversity that are in disagreement as to the deterministic or stochastic nature of the mechanisms involved. In practise and to better grasp the problems raised, the diversity can be simplified by grouping species whose ecological behaviour is similar.

The article presents a number of the theories on the maintenance of diversity and a summary of the approaches adopted for grouping species along with examples thereof taken from work done in French Guiana.
